昆虫迁飞随气流散布若干问题的商榷*

张志涛
(中国水稻研究所 杭州 310006)
曹雅忠
(中国农业科学院植物保护研究所 北京 100094)

摘要 昆虫通过飞翔从一个生境迁移到另一个新的生境，是普遍存在的自然现象，而随气流远距离季节性迁飞是在特定环境条件下产生的，是昆虫与环境在进化过程中的统一。对于迁飞的个体，"从A迁飞到B，并在B获得生境"是随机事件，但对于迁飞的群体则存在统计规律。迁飞昆虫以被动的随气流散布方式，获得对环境的主动适应。

关键词 昆虫迁飞，随气流散布，随机性，规律性

一次典型的昆虫迁飞过程被概括为"升空→运转→降落"[1]（或"起飞→运行→降落"[2]）。这是一种简单的以时间序列表达的模式。然而，迁飞本质的内容，是昆虫从一个生境迁移到另一个新的生境，是空间的变更。

如何从空间概念来描述昆虫迁飞？不妨首先看一个简单的例子：成熟的蒲公英种子在花序上张开了小伞，一阵风吹来，小伞带着种子随风而起，飘啊，飘啊……终于落到地面，如有适宜的生境，便生根发芽……

不难看出：

蒲公英种子对利用气流有形态学、乃至生物学、生理学适应；

种子随风飘移；

在具备降落条件的地方降落；

降落后须获得适宜的生境；

种子散布是随机的。

当然，昆虫迁飞不会像蒲公英种子散布那样简单。昆虫是动物，而且是原口无脊椎动物中最进化的类群。多数高等昆虫具有翅，能飞翔，具有很强的活动性。迁飞昆虫对利用气流有行为学适应，对迁飞的风温场有一定程度的主动选择[3]，降落后可以在有限的尺度内选择生境，或有机会再度起飞[2,4]。因此，昆虫迁飞的过程也可补充为"升空→运转→降落→选择生境"，或上述过程有连续数次的重复。即便如此，粘虫 *Mythimna separata*、稻褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 一类的随气流迁飞，与蒲公英种子散布相比，仍不乏相似之处。昆虫的随气流迁飞同样是一种随机散布。

---

* 国家攀登计划 85-31 研究内容
1997-01-30 收稿，1997-07-16 收修改稿

1 昆虫迁飞随气流散布的若干问题

1.1 随机性与规律性

对于一个迁飞的个体，“从A迁飞到B，并在B获得生境”是一个随机事件，即可能迁飞不到B，或迁飞到C，在C获得生境；或迁飞到D，在D不能获得生境。一次迁飞可以看成是飞翔、气流、生境的一次组合[5]。并非所有的组合都对昆虫有利。在气流的作用下，有时昆虫被吹到数千米以上的高空、远离陆地的海洋、甚至北冰洋的冰块上；相反，风力过小或风向多变，昆虫又迁不出去而滞留在原地区。可见，“从A迁飞到B，并在B获得生境”只是其中对昆虫有利的组合。

飞翔必然与气流发生关系。气流是影响迁飞全过程的重要因子，不但影响昆虫升空，影响迁飞方向、速度和路线，而且影响降落的地点[17]。迁飞区域上空的气流场一方面受该区域地形、地貌的影响，另一方面又是全球大气环流的一部分，受周围大气系统的影响，情况复杂多变。某时某地上空的气流场实况在未来重演是小概率事件。昆虫从A升空，其迁出方向、路线和降落地点是变化的，今天起飞的个体很难重复昨天起飞个体迁飞的轨迹。

然而，迁飞昆虫是一个庞大的群体，天文数字的迁飞个体分布在一定面积的发生区域，同时由于每个个体有数日的迁飞期，发育进度在个体间又存在一定的时间差，因此迁飞群体在地域和时域上都有一定的跨度。尽管个体的迁飞过程是一个随机事件，但对于迁飞的群体，则存在统计规律。

迁飞区域各点上空某一段时间内气流方向的分布概率，可以从过去若干年的同期风向频次资料统计出来，并用以估计未来该点该时段内某一方向气流出现的可能性。所谓“每年5～7月，我国东部盛行西南季风”，实际上是一种统计规律。每年此刻，随着太阳直射区的北移，太平洋副热带高压势力增强，北上西伸，接近或控制我国东部沿海。西南气流发生在反气旋西北角幅合带的东南侧，而幅合带西北侧气流方向则视北方大气系统的情况有较大变化，甚至为东北气流。幅合带随着天气的变化，经常在一定范围内南北摆动。如此，形成了5～7月我国东部西南季风的统计规律。从A点来看，不同方向气流出现的概率分布，即昆虫向不同方向迁出的概率分布，是不均匀的。5～7月西南气流出现的概率最高，昆虫向东北方向迁出的可能性最大，形成统计规律；但出现其它方向气流、昆虫向其它方向迁出的可能性也同时存在，又有非规律性的另一面。对于5～7月的某一天来说，“西南气流的出现”是不确定的，昆虫迁出方向是随机的。

上述分析为大量事实所证明，在1961～1963年春、夏季进行的17次粘虫蛾标记回收试验中，1962年5月在山东郯城和1963年6月在山东临沂进行标记的回收结果，阐明了一代粘虫蛾顺西南气流飞向东北的主迁方向[6]。然而，1978～1979年5～6月一代粘虫蛾盛发期，在河南郾城进行的标记试验，由于气流场的变化，回收结果表明迁出方向形成从东北经西北直至西南的扇形分布[7]。同样，1982年一代粘虫蛾迁出期，因连续几天受东北气流控制，蛾群不能飞向东北，而被吹向西南，结果二代粘虫在川、贵、湘一带严重发生。又如褐飞虱，常年6月上、中旬可以零星迁入北纬32度以南的长江中、下游

地区[7]，但 1991 年由于太平洋副热带高压提前北跳，6 月 13 日天津地区已有褐飞虱迁入，6 月 16 日进入迁入盛期[9]，与常年相比褐飞虱的降落区限至少北延了 7 个纬度。1988～1990 年秋季南京地区的雷达观察结果表明，褐飞虱回迁方向以东北至西南为主，但随气流变化也有其它方向上的回迁，其分布形成约 120°～180°角的扇面[10]。

从 B 来看，B 面对的不是一个 A 点，而是由 A_1、A_2、A_3、…A_k…A_n 组成的一个迁出区域。如果气流发生变化但不超过一定范围，即使从 A_1 迁出的昆虫不能到达 B，但 A_k 迁出的昆虫却可以到达 B，因此当 A_n 的 n 值越大，即迁出地域的跨度越大时，B 地有虫迁入的可能性越大。B 地有虫迁入还决定于 B 地是否具备昆虫降落的气象条件，例如，1956～1959 年东北地区 13 个测报站粘虫蛾资料统计分析结果，气旋中心、冷锋、雷暴等天气情况下，粘虫蛾迁入的条件概率分别为 0.4000，0.3720 和 0.4000，而"一般性天气"条件下迁入的条件概率为 0.1166[11]。不言而喻，B 地具备降落条件的可能性亦随着迁飞时域跨度的增加而增加。

值得一提的是，昆虫在 B 的降落亦常受到 B 地地形、地貌的影响，如海边、湖边、山边常形成当地中、小尺度气流的特殊规律，构成了有利于迁飞昆虫降落的条件，这些地区昆虫迁入的可能性相对高于周围其它地区（胡淼资料）。

1.2　主动性与被动性

迁飞和滞育，被看成是昆虫躲避不良环境的两种不同的适应方式，滞育是从时间上躲避，而迁飞则是从空间上逃避不良环境[12]。从进化的角度，昆虫对环境的适应具有主动意义。

寄主是昆虫赖以生存的基本条件。昆虫为保持与寄主的相依关系，在飞翔问题上进化成不同的适应方式。

逆风飞行能力强，在一般天气条件下可以取得相对于气流的主动权，从而保持与寄主的相依关系。如某些蜂类，翅振模式为前动类 C 型，翅振频率高达 80 Hz 以上，具有很强的逆风飞行能力[13]，可以筑巢定居，并频繁往返于蜂巢与觅食地之间。

逆风飞行能力弱，一般不高飞，主要在近地边界层中活动，如某些蝶类；或很少飞翔，如某些毒蛾、鹿蛾、苔蛾等，从而减少被风吹走的可能性，以保持与寄主的相依关系。据测定，玉带凤蝶 *Papilio polytes*、大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 的翅振模式为前动类 A 型，翅振频率仅为 9.4 Hz 和 12.1 Hz，逆风飞行能力很弱[13]，通常只在树丛花间飞行，风大时很少飞翔。

翅退化，完全不飞翔，如枣尺蠖 *Chihuo zao*、大蓑蛾 *Cryptothelea variegata* 等，仅雄虫有翅，雌虫翅完全退化，代复一代，不离开寄主，从而保持与寄主的相依关系。

翅的特征不属于逆风飞行能力最强，而是适合于利用气流作远距离持续飞行[14]，例如粘虫，翅振模式为前动类 B 型，翅振频率 44.3 Hz，逆风飞行能力居中[13]，但翅前缘平直，前缘脉（C）、亚前缘脉（Sc）和径脉（R）三条纵脉主干平行并互相靠近，形成粗壮的纵向承力干。翅外侧宽阔，具有较大的产生升力和利用气流的有效面积[14]。此类昆虫常具有高飞的习性[2]，起飞后随气流散布出去，然后获得新的生境，从而保持与寄主的相依关系。这种方式的特点是寓主动于被动之中，寓必然于随机之中，以被动的随气流散

布方式，获得对环境的主动适应。

从迁飞的个体来看，起飞是昆虫本能的行为，决定于昆虫内在的动力，或动机[15]。外界刺激作为引发因素，首先影响到内分泌系统，从而使体内其它生理过程发生改变，包括翅型和迁飞型的分化，这些改变再作用于神经系统而产生起飞行为[15]。起飞后迁飞昆虫的定向，对风温场及生境的选择，都是根据可以直接感觉到的外界刺激。例如，边界层顶的低空逆温和低空急流为迁飞昆虫提供了最适风温场，在温度和气流的影响下，迁飞昆虫相对集中在边界层顶[3]。又如，风洞试验表明逆气流能刺激粘虫蛾飞翔，粘虫蛾有逆风（或稍偏离一个不大的角度）飞行的习性（待发表资料）。东亚飞蝗在2级风以下为逆风飞行，3级风以上飞行时体态仍保持逆风方向，但实际位移则为顺风方向[16]。尽管在迁飞过程中虫体会变换飞行的方向[2]，但虫体力求与气流方向保持一个相对稳定的角度，可能是昆虫迁飞时的一种定向机制。逆风飞翔，头向着A，尾向着B，而随气流倒退向B的情况，可能作为迁飞的一种姿态而存在。飞翔力与风力的对比是相对的，主动与被动也是相对的。多数情况下，低空急流的风力大于迁飞昆虫的飞翔力。迁飞昆虫随风迁移，反映昆虫面对强大的自然力被动的一面；而通过飞翔去获得新的生境，则反映其适应环境主动的一面。

从迁飞的群体来看，“从A迁飞到B，并在B获得生境”只是一部分个体所获得的结果，这些个体的迁飞是有效的；相反，“从A迁飞到D，在D不能获得生境”的迁飞是无效的，迁飞到D的个体将会死亡。昆虫从A迁飞到B，B同样不是一个点，而是由B_1、B_2、B_3、…B_k…B_n组成的一个具有生境的迁入区域。如果气流发生变化但不超过一定范围，即使昆虫不能降落在B_1，但可以降落在B_k，同样可以获得生境，成为有效迁飞。显然，当B_n的n值越大，即具有生境的地域跨度越大时，则昆虫有效迁飞的概率越大（或许，这便是迁飞昆虫多数是以广泛种值的禾本科大作物为寄主或杂食性的一个原因）。大量的无效迁飞和大量个体的死亡，是迁飞昆虫随气流散布所付出的代价，反映其被动的一面；而总有一部分个体可以通过迁飞获得新的生境，群体得以生存、繁衍，则反映其成功地逃避不良环境主动的一面。

1.3 特殊性与普遍性

昆虫通过飞翔从一个生境迁移到另一个新的生境，是普遍存在的自然现象。但如粘虫、褐飞虱一类的随气流远距离季节性迁飞，只是在特定的环境中才表现出来[5]。昆虫的迁飞生物学特性和形成迁飞的特定环境，是形成昆虫迁飞行为不可缺少的两个方面。两者结合起来，形成了内容生动丰富的昆虫迁飞行为，表现为一定的规律。

形成昆虫迁飞行为的特定环境被定义为“昆虫迁飞场(insect migration zone)”[5]。东亚季风区是一个典型的昆虫迁飞场。我国东部是这个迁飞场的核心部分。目前，亚洲地区已证实的重要昆虫迁飞实例，如粘虫 *M. separata*、小地老虎 *Agrotis ypsilon*、稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*、稻褐飞虱 *N. lugens*、白背飞虱 *Sogatella furcifera* 和麦蚜 *Macrosiphum avenae* 等，均发生在该迁飞场内，表现为彼此相似的随气流远距离季节性迁飞。这些昆虫中的多数属东洋区种类，一般在我国南岭（约北纬25℃）以南才能越冬。我国东部北纬25°～43°的广阔区域是其季节性扩散区，每年的初始虫源总是从南方迁

入。东洋区种的随气流远距离季节性迁飞也因此容易被发现，引人注目，并相当典型。

东亚季风区诸多昆虫迁飞实例的主导演是东亚季风，是直贯数百公里乃至数千公里的大尺度定向气流。在南亚、菲律宾群岛及南太平洋群岛等地，气流场与东亚季风区不同，在那里迄今尚未有关于粘虫、褐飞虱随气流远距离季节性迁飞的报道。我国云南的特殊地形形成了气候和植被的垂直分布，在那里粘虫则表现为随山地气流的垂直迁飞[2]。即使在东亚季风区内，如遇上没有大尺度直通气流、风力过弱或风向多变的情况，粘虫、褐飞虱的迁飞就不再是数百公里，而只有数十公里，数公里，乃至数百米。这就与一般昆虫的所谓“扩散”、“散飞”相似。因此，可以认为昆虫在东亚季风区的随气流远距离季节性迁飞，只是普遍存在的昆虫扩散现象中的一种特殊情况。

昆虫随气流散布的模式具有普遍性。即使飞翔力很弱的稻蓟马 *Baliothrips biformis*，从A稻田迁飞到数十米以外的B稻田，其过程与褐飞虱从广东迁飞到千里以外的浙江并没有本质的区别。在A、B稻田所在的这一不大的环境中，稻蓟马的飞翔与气流、生境的组合，同样满足了“昆虫迁飞场”定义的要求。在此意义上，“昆虫迁飞场”的概念亦具有普遍意义。

2　关于迁飞昆虫预测预报策略的建议

综上所述，本文已涉及关于昆虫迁飞的许多问题。在此，仅对迁飞昆虫预测预报的策略提出如下建议。

(1) 预测预报的目的是防灾减灾。人们根据已认识的规律可以预测将要发生的灾害，而防患于未然，将损失减少到最小限度；然而，必须看到严重的自然灾害常常是发生在反常情况下，即事物表现非规律性的时候。例如，一般年份褐飞虱迁入渤海稻区的数量很少，褐飞虱在当地未被列入测报对象，但1991年由于天气反常，褐飞虱迁入早、峰次多、虫量大，以致措手不及，形成大面积严重灾害，损失惨重；相比之下，长江中、下游为褐飞虱常发区、重发区，但专业技术人员和稻农都有足够的思想认识和技术准备，却不会发生渤海稻区那样的灾情。在此意义上，预测非规律性的灾害比预测规律性的灾害更为重要，需要人们的认识更加接近事物的全貌及其本质。

(2) 迁飞昆虫预测预报在时域和地域上的跨度均大于非迁飞昆虫，测报技术也更为复杂。正确的策略应分阶段与层次，由远而近，由粗而细，逐步精确，即建立异地测报、“虫情-天气”监测与本地田间测报相结合的完整的迁飞害虫分段测报体系。

(3) 建立在“迁飞昆虫分发生区，逐代逐区北迁南回”理论基础上的异地测报，可以根据迁出地害虫发生情况，对未来迁入地的害虫发生趋势实施中、长期预报。然而，通过本文大量的实例分析和理论阐述，应当注意到迁飞昆虫随气流散布随机性的一面。对于迁入地的某一特定区域，单纯的异地测报只能提供害虫发生趋势的一种可能性。

(4) 在异地测报的基础上，可以考虑建立迁出地虫情测报与天气预报密切结合的监测系统。目前天气的长期（15 d以上）预报仍建立在统计规律的基础上，只有短期（5 d以内）预报是根据天气实况推算，比较准确。“虫情-天气”监测系统有可能对迁飞昆虫的迁出方向和降落区域进行较准确的短期预报，并可采用现代计算机技术，编制如同“天

气预报”的“虫情预报”电视节目，及时报告给各有关地区政府、专业技术人员和农民。

（5）必须强调本地田间测报的不可替代性。田间测报不但能了解迁入的虫量，而且能掌握害虫迁入后的种群动态。特别是具体到某一稻田的“两查两定”（查虫量，定防治田块，查发育进度，定防治适期），是任何异地测报或“虫情-天气”监测系统所不能解决的。因此，不管思想如何深远，手段如何先进，都不应当忽视脚踏实地的田间测报工作。一个健全的田间测报网络必不可缺。

参 考 文 献

1 林昌善，夏曾铣. 粘虫发生规律的研究 Ⅱ. 粘虫蛾迁飞与气流场的关系及其运行可能形式的探讨. 北京大学学报，1963，3：291～308

2 陈若篪，丁锦华，谈涵秋等. 迁飞昆虫学. 北京：农业出版社，1989，136～271

3 翟保平，张孝羲. 迁飞过程中昆虫的行为：对风温场的适应与选择. 生态学报，1993，**3**（4）：267～274

4 胡国文，谢明霞，汪毓才. 白背飞虱的降落与生境选择的观察与分析. 昆虫知识，1987，**24**（1）：1～4

5 张志涛. 昆虫迁飞与昆虫迁飞场. 植物保护，1992，**18**（1）：48～50

6 李光博，王恒祥，胡文绣. 粘虫季节性迁飞为害假说及标记回收试验。植物保护学报，1964，**3**（2）：102～109

7 西部地区粘虫迁飞与预报研究协作组. 我国西部地区粘虫迁飞规律及预测预报研究. 中国农业科学，1987，专辑：68～74

8 程遐年，陈若篪. 稻褐飞虱迁入规律的研究. 昆虫学报，1979，**22**（1）：1～21

9 张宝恕. 天津地区稻飞虱发生因析及防治措施. 天津农业科学，1992，119：15～17

10 程遐年，张孝羲，程极益等. 褐飞虱在中国东部秋季回迁的雷达观察. 南京农业大学学报，1994，**17**（3）：24～32

11 林昌善. 粘虫发生规律研究Ⅳ. 与粘虫蛾远距离迁飞降落过程有关的气象物理因素分析. 植物保护学报，1963，**2**（2）：111～122

12 丁 格（巫国瑞译）. 昆虫迁飞与滞育的进化. 北京：科学出版社，1984，95～108

13 陈 伟，张志涛，傅 强. 若干吊飞昆虫的翅振模式及翅振频率. 昆虫学报，1996，**39**（3）：246～252

14 张志涛，陈 伟，傅 强等. 若干蛾类翅面正投影形状聚类分析. 昆虫学报，1996，**39**（2）：173～179

15 张宗炳. 昆虫迁飞的行为学分析. 昆虫知识，1987，**24**（6）：362～365

16 马世骏. 东亚飞蝗在中国的发生动态. 昆虫学报，1958，**8**（1）：1～40

17 Rainey R C. Flight behavior and features of the atmospheric environment. In：Insect Flight（Ed. by Rainey，R. C.）. Symposia of the Royal Entomological Society of London：Number seven. 1976

DISCUSSION ON INSECT MIGRATION WITH THE DISPERSION DIRECTED BY AIR CURRENT

Zhang Zhitao

(China National Rice Research Institute Hangzhou 310006)

Cao Yazhong

(Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences Beijing 100094)

Abstract It is a common phenomenon of nature that insect shifts from one habitat to another by flight, while its seasonal long distance migration in space with air current occurs in a special environment. It is one of the unifications of insect and environment during the course of evolution. The fact that an insect migrates from A to B and finds a habitat in B is a random event, but the migration of an insect population complies with certain statistic regularity. Thus, the migratory insect gets the initiative adaptation to the environment by using a passive mode, the dispersion directed by air current.

Key words insect migration, dispersion with air current, randomness, regularity